

土壤 - 植物 - 大气连续体 (SPAC) 系统中 植物根系吸水模型研究进展

阳园燕 郭安红 安顺清 刘庚山

(中国气象科学研究院, 北京 100081)

摘要 土壤植物系统是土壤 - 植物 - 大气连续体 (SPAC) 中的一个重要子系统。植物根系吸水过程是 SPAC 系统中水分运移规律研究的重要内容。从影响根系吸收土壤水分的影响因素入手, 现有根系吸水模型可分为经验模型、半经验半理论模型和理论模型 3 类。文章综述了自 20 世纪 60 年代初第一个单根吸水模型以来的植物根系吸水模型及其最新研究进展, 指出未来研究的重点是注重根系吸水机理同时, 修改和完善已有根系吸水模型, 简化模型参数, 使之更易应用于实际。

关键词 植物根系 吸水 数学模型

引言

土壤 - 根系水分运移规律研究是以土壤 - 植物 - 大气连续体 (Soil-Plant-Atmosphere-Continuum, 简称 SPAC) 为基础的, 同时土壤 - 根系子系统也是 SPAC 系统中十分重要的组成部分。土壤 - 根系水分运移规律研究的深入对于土壤植物系统以至整个 SPAC 中的水分传输机制、能量转化规律、土壤水分对植物的有效性等问题的研究都具有极其重要的意义。影响根系吸收土壤水分的因素包括土壤、植物、气象 3 个方面。现有的根系吸水模型大致可分为 3 类: 经验模型、半经验半理论模型、理论模型。

1 植物根系吸水的影响因素

植物根系吸水受到多种因素的影响, 包括土壤性质、植物生理特性、微气象因子 3 个方面, 忽略任何一个因素对研究植物根系吸水和建立植物根系吸水模型都是不全面的。

土壤因子: 土壤对植物根系吸水的影响主要包括不同土壤水力特性对于水分在土壤、土壤 - 根的传输的影响, 以及不同的土壤物理特性对于植物根系生长发育的影响。过去众多的植物根系吸水模式

表明, 根系的吸水速率与土壤的非饱和导水率成正比, 与土壤和植物两者之间的水势差成正比, 与土壤含水量 (土壤水势) 有着密切的关系。不同的土壤质地、结构致使土壤持水性各异, 也影响了水分的运移和植物根系从土壤中吸取水分的难易程度。不仅如此, 不同土壤条件下植物根系的生长发育、根系的分布状况也不同。根系在土壤中的分布对于根系吸取水分的能力和速率有着十分重要的影响。

植物因子: 在 SPAC 系统的水分运移中, 植物是联系土壤和大气的主要环节。根系对植物吸水起着主导作用, 植物根系在土壤中的分布主要是用根系的根长密度、有效根长密度等概念来表达的。一般认为根长密度大根系吸水速率就大, 一般在土壤水分充足时, 根系密度对吸水速率影响较小, 随着土壤变干, 根系在吸水方面就起着很重要的作用, 这是因为发达的根系可以减轻土壤水流阻力。但这种影响具有一定的时效性, 在遭遇较长时间的水分亏缺时, 植物根系会发生萎蔫失去生理活性而死亡。除了植物根系, 地上部分的生长及其需水要求对根系吸水也有重要影响。当植物处于在土壤含水量较高时, 作物叶面积与根系吸水速率成正比, 在土壤含水量较低时, 这种相关性就很小, 叶面积指数的减小会导

国家“十五”科技攻关项目 (2001BA509B.15) 资助

作者简介: 阳园燕, 女, 1978 年生, 硕士, 从事应用气象研究工作

收稿日期: 2003 年 8 月 1 日; 定稿日期: 2003 年 9 月 11 日

致植物对水分状况的敏感性下降。

气象因子:气象条件决定着植物对水分的需求,并由此调节了 SPAC 内部的水势梯度。在不同的大气蒸发力条件下,植物与土壤的水分关系不同,当大气蒸发力高时,植物在土壤含水量较高时也表现缺水;当大气蒸发力低时,则植物在土壤含水量较低时也不一定表现出缺水。

总之,影响植物根系吸水的因素是多方面的。在研究根系吸水及建立根系吸水模型时,必须充分考虑包括以上 3 种在内的多种因素的影响,否则都是不完整的。

2 植物根系吸水模型

2.1 研究回顾

建立植物根系吸水模型是以根系吸水的机理和试验研究为基础,通过数学等方法来定量地描述根系吸水(吸水速率)的过程。微观模型和宏观模型是传统的分类。微观模型又称单根径向流模型(Single Root Radial(Microscopic) Model),它研究流向和进入典型单根的径向流,假定此单根可以看成无限长、半径均匀、具有均匀吸水特性的圆柱体,作为整体的根系用一系列这样的单根来描述^[1,2]。宏观模型又叫根系模型(Root System(Macroscopic) Model),它把整个植物根系看成是每一深度的土层中均匀分布而整个根区的根密度随深度而变化的扩散吸水器,整个根系系统以速率 S 从不同深度的土壤中吸收水分。不少学者对 20 世纪 60 年代到 80 年代末期的宏观模型进行了详细的收集整理^[3,4]。根据建立模型时经验和理论侧重的不同,可以将根系吸水模型分为 3 类:经验模型、半经验半理论模型和理论模型。

(1) 经验模型:经验模型是以假定植物根系分布均匀,土壤水势均一为基础的,物理学与生物学意义正确,但是参数难于测定,不便于实际应用。Gardner^[1]最早提出的单根吸水模型(式(1))以及 Molz 等^[2]人将根系吸水过程分为土壤中水分向根表面流动和水分在根组织内的流动两个过程,从而考虑根的水力特性,提出的单根吸水土-根系统水流运动模型(式(2)),姚建文^[5]根据蒸发散同根深相关性的试验资料建立的冬小麦、玉米根系的吸水模型(式(3)),V. Novak^[6]建立的假定根系吸水速率为指数分布从而得到的充分供水的作物根系吸水

模型,都是经验模型。

$$\begin{cases} \frac{\partial \theta}{\partial t} = \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} [rD(\theta) \frac{\partial \theta}{\partial r}] \\ \theta = \theta_0, \text{ 或 } \psi = \psi_0, t = 0, r \geq 0 \\ q = -2\pi r_r k(\psi) \frac{\partial \psi}{\partial r} = 2\pi r_r D(\theta) \frac{\partial \theta}{\partial r}, r = r_r, t > 0 \\ \theta = \theta_0, \text{ 或 } \psi = \psi_0, r = \infty, t > 0 \end{cases} \quad (1)$$

式中 r 为土壤中某点到根中心的径向距离; r_r 为根半径; θ 为土壤含水量, ψ 为土壤水势; θ_0 、 ψ_0 为初始值; $k(\psi)$ 、 $D(\theta)$ 为土壤导水率和扩散率; q 为单位根长的吸水速率。

$$\begin{cases} c \frac{\partial \psi_m}{\partial t} = k \frac{\partial^2 \psi_m}{\partial r^2} + \frac{k}{r} \frac{\partial \psi_m}{\partial r} + \frac{\partial k}{\partial r} \left(\frac{\partial^2 \psi_p}{\partial r^2} \right) \\ r_r < r < r_s, t > 0 \\ \frac{\partial \psi}{\partial t} = D_t \frac{\partial^2 \psi_t}{\partial r^2} + \frac{D_t}{r} \frac{\partial \psi_t}{\partial r} \\ r_e < r < r_r, t > 0 \end{cases} \quad (2)$$

式中 ψ_m 为土壤基质势; c 为比水容量; r_s 为相邻 2 条根间距的中点到根轴线的距离; ψ_t 为作物根组织水势; D_t 为根组织水分扩散系数; r_e 为根内皮层半径。

$$s(z, t) = E_t(t) A(t_p) \exp[-61.9136(z_r - 0.5194)] \quad (3)$$

式中 $E(t)$ 为蒸发蒸腾量; t_p 为相对时间; z_r 为相对深度; A 为经验系数。

经验模型描述了根区微域内土壤水分和溶质的运移规律,但是关于根系分布均一和土壤水势均一的假定与大田实际相差较大,限制了实际应用。

(2) 半经验半理论模型:半经验半理论模型能较好地考虑植物生长对水分吸收的影响,以及植物根系阻力与水流推动力和水流速度的关系。其结果可直接用到田间情况。但大多数半经验半理论模型没有考虑根系微区的水势梯度,将根系描述成固定的阻力网络,不允许根系传导性随时间变化,因此限制了该类模型的应用。具有代表性的模型如下:

Molz 和 Re mson^[7] 在提出有效根密度概念的基础上,给出了如下根系吸水模型:

$$S(z, t) = \frac{T(t) L_e(z, t) D(\theta)}{\int_0^{z_r} L_e(z, t) D(\theta) dz} \quad (4)$$

式中 $T(t)$ 为蒸腾速率; $L_e(z, t)$ 为有效根密度; $D(\theta)$ 为土壤水分扩散率。

Nimah 和 Hanks^[8] 考虑溶质影响和植物根导管水分的内摩擦阻力,提出了式(4)的改进模型:

$$S(z, t) = \frac{[H_{\text{root}} + (R_R \cdot Z) - h_m(z, t) - h_0(z, t)] R_{\text{DF}}(z) K(\theta)}{\Delta x \Delta z} \quad (5)$$

式中 H_{root} 为土壤表面根内的有效水头; R_R 为根阻力项; $h_m(z, t)$ 为土壤基模水头; $h_0(z, t)$ 为考虑含盐量的渗透水头; $R_{\text{DF}}(z)$ 为有效根密度函数; $K(\theta)$ 为土壤非饱和导水率; Δz 为深度增量; Δx 为根表面到土壤中测量 $h_m(z, t)$ 和 $h_0(z, t)$ 点的距离。

邵明安^[9] 改进了 Molz 模型:

$$S(z, t) = \frac{T(t) \lambda(\theta) L^{1/n}(z, t) [\psi_s(z, t) - \psi_x(z, t)] / R_{sr}}{\int_0^z \lambda(\theta) L^{1/n}(z, t) [\psi_s(z, t) - \psi_x(z, t)] / R_{sr} dz} \quad (6)$$

式中 R_{sr} 为根系吸水过程中阻力之和; n 为土壤质地因子; $\lambda(\theta)$ 为土壤水分限制因子。该模型比较全面地考虑土壤(水分状况、能态、导水能力、质地等)、植物(根系密度、最大根深)、大气 3 个主导因子,且在根密度 $L(z, t)$ 处加上 $1/n$ 次方,表明把吸水速率同毛根数量联系起来,修正了以往模型中吸水速率与根系密度成正比的假定。但由于 $\lambda(\theta)$ 、 n 难以确定,限制了该模型的实际应用。

(3) 理论模型:理论模型是以电流的产生与电压差成正比的相似原理为基础,利用根系吸水速率与土壤和根系水势的差的关系来建模的。最早是 Vanden Honert(1948),具有代表性的是 Hillel^[10] 模型:

$$S(z, t) = [\psi_s(z, t) - \psi_r(t)] / (R_s + R_r) \quad (7)$$

$\psi_s(z, t)$ 为土壤水势; $\psi_r(t)$ 为根水势; R_s 为土壤阻力, R_r 为根阻力。

理论模型为根系模型模拟研究提供了新的思路,但是植物根系阻力等有待进一步研究,特别是植物根系阻力与水流推动力、水流速度的相关关系。

2.2 研究现状

随着对根系吸水过程的机理研究的深入和现代数学、物理、生物学向植物根系吸水研究领域的渗透以及计算机技术突飞猛进的发展,国内外对于根系吸水研究都更加深入。由于过去所建立的根系吸水模型中的局限,除了根长密度,我们还缺乏对根系更为细致的描述 Molz(1981)^[11]、Clothier(1990)^[12] 等人在对成熟的苹果树根系观测发现,当表层土壤水分亏缺时,苹果树根系会扎根到更深的地方摄取水分,这说明植物根长密度和其吸水量并不是简单的线性关系。另一方面,许多模型没有考虑根系生

长的动态变化和环境因子对根的生长、分布等多种因子共同作用下的根系吸水模型。现有研究主要包括两方面:一方面,是对根系吸水模型中所涉及的参数的获取和测量方法的研究和完善;另一方面,是在已往根系吸水模型基础上,借助现代先进的试验和设备,综合前面提到的影响根系吸水的诸多因子建立的更为完善的模型。

2.2.1 根系吸水模型中根系密度研究进展

大多数根系吸水模型中是考虑一维根系密度分布,就是根长密度随土壤深度而变化。Taylor 和 Klepper^[13](1975) 强调了根系空间分布在根系吸水中的重要性。作物根系吸水不仅和根系空间分布有关,而且和根系行为的时效性有关。根是以不同生长速率向不同的方向和空间生长。以几天为一个时间段,作物的根系分布情况都会发生明显的变化。Hillel 和 Talpaz^[14](1976) 模拟了同一生育史,不同生育阶段:(营养生长、生殖生长、生长末期)几个时段根系不同分布的根系吸水状况。Shibusawa 等人^[15]在根系的形态学方面做了大量的研究,但是大多数研究没有考虑根系周围的生长环境,尤其是土壤的含水量。又比如向水性,它是作物生长中向潮湿方向生长的本性,作物根总是根据土壤中水分状况,朝着有利于吸取水分的方向来生长和分布的。

因此,在模拟植物根系分布时应该考虑包括作物生长过程的物理、生理、水力机制的模型才更为客观。虽然根系观测技术有了不少进步,如微根区管(minirhizotron)技术(将微型照相机放置于预先安置在土层中的透明试管中,利用照相机对其周围土层根系进行拍摄),X 线断层摄影术(tomography),但是测量根的几何特征仍然存在很大的难度。近年来不少学者提出了二维、三维根系生长模型。

Niemeyer 等(1984)建立了电介质击穿的二维放电的简单随机模型。模型中放电的模式和根系分布式样有相似之处,将这个应用于根系分布式样, J. Chikushi 和 O. Hirota(1998)^[16]根据电介质放电和根系分布的相似之处,利用电介质击穿模型(Dielectric Breakdown Model, DBM)建立了根系在土壤中的二维生长模型。该模型充分考虑了影响根的形态学的遗传和环境这两方面的因素。随机指数 η 可视为作物遗传因子,而土壤水势梯度的变化是环境因子。不同的 η 和 ϕ 会导致不同的根系分布式样。根系生长和对营养物质的吸取都是向着有利和

最适方向的,模型中仅仅考虑了土壤水分状况作为驱动势能的情况,而诸如营养物质、重力、光等因子也可以加入到 DBM 模型中来,作为 SPAC 模型的子模型,DBM 模型能较好地模拟根系在土壤中的动态分布,对进一步完善根系吸水模型具有重要的意义。

随着计算机技术的发展,Diggle (1988a)^[17]、Lynch.(1997)^[18]、Pagès(1989)^[19]等人先后发展了三维根系生长模型。Drew(1973,1975)^[20]、Fitter(1988)^[21]、Gersani 和 Sachs(1992)^[22]、Robinson(1994,1996)^[23,24]、Bingham(1997)^[25]等人在根系对于其根部环境的响应方面做了大量的研究。

Baldwin(1976)^[26]、Raper(1978)^[27]、Thornley(1972)^[28]在早期的一维作物生长模型中考虑了碳、氮对根系生长的影响。1975年 Nye^[29]等人建立了供给磷条件下根系生长发育的模型。近来更多的人开始将环境要素加入三维根系生长模型中。1998, Somma^[30]等人最早将整个作物营养状况作为一个因子加入三维根系生长模型,在他们的模型中,当温度、土壤湿度、营养物质浓度不满足根系生长的最适条件时,根的生长就会受到影响。

Vanessa M. Dunbabin 等人^[31]于 2002 年以 Diggle(1988)^[17]提出的根系三维建筑模型(three-dimension root architectural model)为基础,从动态的角度来建立作物对环境的响应。作物根系的生长受多种因素的影响,其中包括土壤水分,而作物根系对土壤水分吸收状况又与根系在土壤中的分布、延伸状况有关,因此动态地描述根系在土壤中的分布对进一步改进和完善根系吸水模型具有重要的意义。

2.2.2 根系吸水模型研究现状

在许多根系吸水模型中假设根系阻力是均一不随根系生长环境变化的。这样一来,根系生长在均一条件下的导水率用在别的环境时就会带来很大的错误(Brar, 1990^[32])。再者,许多科学家(Herklerath, 1977^[33]; Sanderson, 1983^[34]; Varney 和 Canny, 1993^[35])指出在根系和土壤表面的水分传输阻力随着根系周围的土壤物理学特性的改变而在时间、空间上变化。综上过去的根系吸水的数学模型存在许多局限。

Jie Zhuang, Keiichi Nakayama(2001)等人^[36]建立了以生态生理为分析基础的玉米根系吸水模型:

$$\phi(t) = f_1(\Delta \psi) f_2(L_r) f_3(K_w) \quad (8)$$

根系吸水 = 土壤因子的影响函数 × 作物因子的影响函数 × 大气因子的影响函数,具体表达式为:

$$\textcircled{1} \quad f_1(\Delta \psi) = \alpha(\psi_{\text{leaf}} - \psi_{\text{soil}}) \quad (9)$$

$$\alpha = \begin{cases} 1 - \frac{\psi_{\text{soil-eff}}^\theta}{\psi_{\text{soil-eff}}^\theta}, & \psi_{\text{soil-eff}} < \psi_{\text{soil-eff}}^\theta \\ \frac{\psi_{\text{leaf}}}{\psi_{\text{leaf}} - \psi_{\text{soil}}}, & \psi_{\text{soil-eff}} \geq \psi_{\text{soil-eff}}^\theta \end{cases} \quad (10)$$

$$\psi_{\text{soil-eff}} = \frac{\sum_i L_{r,i} \psi_{\text{soil},i}}{\sum_i L_{r,i}} \quad (11)$$

$L_{r,i}$:第 i 层土壤中根长密度(cm/cm^3)

$$\psi_{\text{soil}}^\theta = 5 d_g^{-0.5} \left(\frac{1}{1.3} \rho\right)^{0.67} (d_g^{-0.5} + 0.2 \delta_g) \quad (12)$$

ρ :土壤容重(Mg/m^3); d_g :几何平均直径(mm); δ_g :与质点直径的几何标准方差。

$$\textcircled{2} \quad f_2 = \eta(t) L_{rv} \quad (13)$$

$$\eta(t) = \begin{cases} \frac{\theta(t)}{\theta_0}, & \theta < \theta_0 \\ 1, & \theta \geq \theta_0 \end{cases} \quad (14)$$

θ, θ_0 :分别是当土壤水势为 ψ_{soil} 时和 -100 cm 水势的土壤体积含水量(m^3/m^3)。

$$\textcircled{3} \quad f_3(K_w) = k \times 10^{-7} \quad (15)$$

$$k = \left(\frac{\psi_{\text{air-max}} - \psi_{\text{leaf}}}{\psi_{\text{air-max}} - \psi_{\text{leaf-min}}}\right) \lambda \psi_{\text{soil-eff}}(t) \varepsilon(t) \psi_{\text{soil-eff}}^\theta \quad (16)$$

$$\varepsilon(t) = \begin{cases} 1.0 & \frac{\psi_{\text{soil-eff}}^\theta}{5 \psi_{\text{soil-eff}}^\theta} \geq 15 \\ \min\left[\frac{E_p(t)15 - \psi_{\text{soil-eff}}(t)}{5 \psi_{\text{soil-eff}}^\theta}\right] & \frac{\psi_{\text{soil-eff}}^\theta}{5 \psi_{\text{soil-eff}}^\theta} \end{cases} \quad (17)$$

$$A_R = \frac{M_R}{1 + b_e \lambda(t - t_0)} \quad (18)$$

A_R :太阳辐射(W/m^2); t :时间(07:00 ~ 19:00), t_0 为 07:00; M_R :太阳总辐射; b_e :系数。完整的表达式为:

$$\phi(t) = 10^{-7} \sum_i \eta(t) L_{r,i}(t) \alpha(\psi_{\text{leaf}}(t) - \psi_{\text{soil},i}(t)) \cdot \left\{ \frac{\psi_{\text{air-max}} - \psi_{\text{leaf}}(t)}{\psi_{\text{air-max}} - \psi_{\text{leaf-min}}} \right\} \lambda \psi_{\text{soil-eff}}(t) / \varepsilon(t) \psi_{\text{soil-eff}}^\theta \quad (19)$$

该模型的运行只需要已知的输入量,比如:叶水势、土壤的水势、大气水势、太阳辐射、潜在蒸散、根长以及土壤的物理特性参数,如容重、土壤的物理组成。与试验数据比较表明,该模型在作物根系吸水

上有可信的精确性。对于模型中输入参数的响应程度分析发现,该模型对叶水势和根长具有很高的敏感性。对模型的检验也说明,对于根的导水率和根系吸水的有效性的进一步精确能够进一步完善该模型。该模型在许可的精度内,综合考虑了土壤、作物、大气诸多因子。模型精度提高依赖于精确叶水势和根长密度,土壤物理属性,天气条件尤其是太阳辐射量的准确性。该模型较为全面地考虑和强调了生物和环境在根系吸水中的相互作用和重要性。鉴于根系水势和根的导水率测定的难度,该模型的可用性和精确度可在以上两方面改进的基础上得到提高和完善。

3 研究展望

作物根系吸水特性研究始于 20 世纪 50 年代末 60 年代初,经过半个多世纪的发展,先后出现了大量的作物根系吸水模型。80 年代以来的根系吸水模型将根系吸水物理过程与生理学特征相结合,模型中考虑根系的吸水、吸肥、渗透、呼吸等过程以及根系结构与根系在土壤中的分布,取得了较大的发展。随着计算机科学的发展和 SPAC 水分传输动态模拟研究的深入,作为 SPAC 体系中一个十分重要的子系统,作物根系吸水模型研究仍是当前研究的热点问题。将来的作物根系吸水模型应更为注重根系吸水机理研究,特别是植物根系生长过程及其环境因素相互作用,根系伸展规律,根系密度分布等对根系吸水过程的影响仍是未来研究重点。

如何把已有的根系模型应用到实际是个值得重视的问题,为了使根系吸水模型得以广泛应用,应着手于对模型中复杂的、难于获得的参数进行参数简化,使模型的预测与模拟更接近于真实根系吸水过程与变化,并简单实用。研究根系吸水机理,计算根系吸水速率和蒸腾速率,模拟根系层中土壤水分运动及水分在植物体内的运动过程,将根系吸水模型和作物气孔导度模型、作物蒸腾作用模型、作物生长模型相结合对于研究水分在整个土壤-作物-大气连续体中的运移情况,改进和完善 SPAC 体系模型都具有十分重要的意义和研究价值。从土壤干旱的角度出发,利用现有的和进一步改进的作物根系吸水模型进行土壤水分状况的研究和土壤干旱预报;从作物干旱的角度出发,建立作物受旱条件下的生长发育模型,进行作物干旱指标研究,进而动态、及

时的监测土壤水分运动状况,针对作物的需水情况制定及时合理的应对灌溉措施提。

参考文献

- Gardner W R. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Sci.*, 1960, 89: 63 - 73
- Molz F J. Water transport in the soil-root system: Transient analysis. *Water Resour. Res.*, 1976, 12: 805 - 807
- 郭庆荣, 张秉刚, 钟继洪. 土壤植物系统中植物根系吸收土壤水分研究进展. *生态科学*, 1996, 15(2): 112 - 116
- 杨培岭, 郝仲勇. 植物根系吸水模型的发展动态. *中国农业大学学报*, 1999, 4(2): 67 - 73
- 姚建文. 作物生长条件下土壤含水量预测的数学模型. *水利学报*, 1989, (9): 32 - 38
- Novok V. Estimation of soil-water extraction patterns by roots. *Agricultural Water Management*, 1987, 12(4): 271 - 278
- Molz F J, Remson I. Extracting tern model of soil moisture use of transpiring plants. *Water Resour. Res.*, 1970, 6: 1346 - 1356
- Nimah M N, Hanks R J. Model for estimating soil water, plant and atmosphere interrelations: Field test of model. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1973, 37: 522 - 527
- 邵明安, 杨文治, 李玉山. 植物根系吸收土壤水分的数学模型. *土壤学报*, 1987, 24(4): 295 - 304
- Hillel D. A macroscopic scale model of water uptake by a nonuniform root system and salt movement in the soil profile. *Soil Sci.*, 1976, 121: 242 - 255
- Molz F J. Models of water transport in the soil-plant system: a review. *Water Resour. Res.*, 1981, 17: 1245 - 1260
- Clothier B E, Smettem K R J, Rahardjo P. Sprinkler irrigation, roots and the uptake of water. In: Ross K, Fluhle H, Jury W A, et al., ed. *Field-Scale Water and Solute Flux in Soil*. Basel: Birkhauser Verlag, 1990. 101 - 108
- Taylor H M, Klepper B. Water uptake by cotton root system: an examination of assumptions in the single root model. *Soil Sci.*, 1975, 120, (1): 57 - 60
- Hillel D, Talpaz H. Simulation of root growth and its effect on the pattern of soil uptake by nonuniform root system. *Soil Sci.*, 1976, 121, 307 - 312
- Shibusawa S. Modelling the branching growth fractal pattern of the maize root system. *Plant and Soil*, 1994, 65: 339 - 347
- Chikushi J, Hirota O. Simulation of root development based on the dielectric breakdown model. *Hydrological Sciences Journal*, 1998, 43(4): 549 - 560
- Diggle A J. ROOT MAP—a model in three-dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root system. *Plant Soil*, 1988, 105: 169 - 178
- Lynch J P, Nielsen K L, Davis R D, et al. Modelling and visualization of root system. *Plant Soil*, 1997, 188: 139 - 151
- Pages L, Jourdan M O, Picard D. A simulation model of the three-

- dimensional architecture of the maize root system. *Plant Soil*, 1989, 119:147 - 154
- 20 Drew M C, Saker L R, Ashley T W. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley, I: The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals. *J. Exp. Bot.*, 1973, 24:1189 - 1202
- Drew M C, Saker L R. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. II: Localised compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only one part of the root system. *J. Exp. Bot.*, 1975, 26:79 - 90
- 21 Fitter A H, Nichols R, Harvey M L. Root system architecture in relation to life history and nutrient supply. *Funct. Ecol.*, 1988, 2: 345 - 351
- 22 Gersani M, Sachs T. Development correlations between roots and heterogeneous environment. *Plant Cell Environ*, 1992, 15:463 - 469
- 23 Robinson D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytol.*, 1994, 127:635 - 674
- 24 Robinson D. Variation, co-ordination and compensation in root system in relation to soil variability. *Plant Soil*, 1996, 187:57 - 66
- 25 Bingham I J, Blackwood J M, Stevenson E A. Site, scale and time-course for adjustments in lateral root initiation in wheat following changes in C and N supply. *Ann. Bot.*, 1997, 80:97 - 106
- 26 Baldwin J P. Competition for plant nutrients in soil: a theoretical approach. *J. Agric. Sci. (Cambridge)*, 1976, 87:341 - 356
- 27 Raper C D Jr, Osmond D L, Wann M, et al. Interdependence of root and shoot activities in determining nitrogen uptake rate of roots. *Bot. Gaz*, 1976, 139:289 - 294
- 28 Thornley J H M. A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plant. *Ann. Bot.*, 1972, 36:431 - 441
- 29 Ney P H, Brewster J L, Bhat K K S. The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics, I: The theoretical basis of the experiments. *Plant Soil*, 1975, 42:161 - 170
- 30 Somma F, Hopmans J W, Clausnitzer V. Transient three-dimensional modelling of soil water and solute transport with simultaneous root growth, root water and nutrient uptake. *Plant Soil*, 1998, 202:281 - 293
- 31 Dunbabin V M, Diggle A J, Rengel Z, et al. Modelling the interactions between water and nutrient uptake and root growth. *Plant and Soil*, 2002, 239:19 - 38
- 32 Brar G S, McMichael B L, Taylor H M. Hydraulic conductivity of cotton roots as influenced by plant age and rooting medium. *Agron. J.*, 1990, 82:264 - 266
- 33 Herklerath W N, Miller E E, Gardner W R. Water uptake by plant, I Divided root experiments. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1977, 41:1033 - 1038
- 34 Sanderson J. Water uptake by different regions of the barley root, pathways of radial flow in relation to development of the endodermis. *J. Exp. Bot.*, 1983, 34:240 - 253
- 35 Varney G T, Canny M J. Rates of water uptake into the mature root system of maize plants. *New Phytol.*, 1993, 139:775 - 786
- 36 Zhuang Jie, Nakayama K, Yu Gurui, et al. Estimation of water uptake of maize: an ecophysiological perspective. *Field Crops Research*, 2001(69):201 - 213

Research on Plant-Root Water Uptake Models in Soil-Plant-Atmosphere Continuum

Yang Yuanyan Guo Anhong An Shunqing Liu Gengshan
(Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081)

Abstract: The soil-plant system is a very important subsystem of the soil-plant-atmosphere continuum (SPAC). Plant root water uptake is an important part of the research on water transforming patterns in SPAC. Concerning the impact of root water uptake from the soil, the current root water uptake models are discussed by three categories: theoretical, semi-theoretical and semi-empirical, empirical models. It is pointed out that the future research focus will be put on the mechanism research of root water uptake, the modification and improvement of the existing root water uptake models, the simplification of model parameters, and the application in practice.

Key words: plant root, water uptake, mathematic model